ESTUDIOS TAXONOMICOS, ONTOGENETICOS, ECOLOGICOS Y ETOLOGICOS SOBRE LOS OSTRACODOS DE AGUA DULCE EN COLOMBIA

IV. DESARROLLO POSTEMBRIONARIO DE *HETEROCYPRIS BOGOTENSIS* ROESSLER (OSTRACODA, PODOCOPA, CYPRIDIDAE)

Por

EWALD W. ROESSLER *

RESUMEN

El presente estudio da una descripción del desarrollo postembrionario de *Heterocypris bogotensis* Roessler e incluye la morfología del prenauplio. Se hace énfasis en el desarrollo de las extremidades. Cuestiones filogenéticas se discuten brevemente.

SUMMARY

The present study gives a description of the post-embryological development of *Heterocypris bogotensis* Roessler. The morphology of the prenauplius is included. Special reference is made to the development of the extremities. Phylogenetic questions are discused briefly.

ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Studie gibt eine Beschreibung der post-embryonalen Entwicklung von *Heterocypris bogotensis* Roessler, die die Morphologie des Prenauplius einschliesst. Auf phylogenetische Fragestellungen wird kurz eingegangen.

---

* Universidad de los Andes - Departamento de Ciencias Biológicas.

INTRODUCCION

El exoesqueleto quitinoso de los artrópodos requiere un mecanismo de crecimiento discontinuo cuyas etapas se conocen como mudas. Durante las mudas el individuo sale de la cutícula vieja y dura con una cutícula preformada nueva y blanda que durante un período determinado se endurece paulatinamente permitiendo tan solo un crecimiento temporalmente limitado. El período de crecimiento corporal se extiende de esta forma entre la muda y un cierto punto de determinada dureza de la nueva cutícula. Los ostrácodos muestran mudas hasta alcanzar una etapa que presenta maduración sexual y que al finalizar se presenta la muerte del individuo.

Existen diferentes trabajos que tratan el desarrollo postembrionario de los ostrácodos bajo diferentes aspectos. Hartmann (1968) da una revisión corta de la respectiva literatura. Sin embargo, quedamos lejos de conocimientos profundos especialmente de las etapas larvarias tempranas comenzando con la salida del joven ser de las capas del huevo. De los Cyprididae se conocen ocho etapas larvarias y una etapa que presenta maduración sexual. En los estudios anteriores de esta serie fue presentada adicionalmente una etapa embrionaria que inicia una muda dentro de la cáscara del huevo que termina después de la eclosión (Roessler, 1982 II y III). Se cuenta de esta forma con una muda embrionaria y ocho mudas larvarias.

El presente estudio tiene como objetivo principal la descripción de la morfología de las etapas postembrionarias de *Heterocypris bogotensis*, Roessler, con excepción de la etapa madura que fue descrita anteriormente (Roessler, 1982 I). Se incluye en el estudio la primera etapa ontogenética que presenta una cutícula y que fue denominada como prenauplio (Roessler, 1982 II).

Este estudio logró realizarse con el apoyo financiero de COLCIENCIAS (Proyecto No. 20004-1-20-78) y de la Universidad de los Andes.

MATERIALES Y METODOS

El material de larvas usado en este estudio fue capturado en la Sabana de Bogotá, Bogotá, Parque "El Lago", la localidad del holótipo (comp.-Roessler, 1982 I). Las larvas fueron fijadas en formol 6% y disecadas en glicerina con la ayuda de agujas de disección. Estudios adicionales se realizaron a partir de exuvias recolectadas del mismo material. El estudio de los prenauplios se realizó según los métodos descritos en el estudio anterior (Roessler, 1982 III).

En las figuras se usan las siguientes abreviaturas: Al: anténula; An: antena; c.a.: cámara anterior del exoesqueleto prenauplial; p.c.: proceso caudal; m: metanauplio; Md: mandíbula; m.s.: membrana separadora; Mx_1: primera maxila; Mx_2: segunda maxila; T_1: primer toracópodo; T_2: segundo toracópodo; Gn: genitales externos; Fc; furca; Ct: cerda terminal; (): rudimento.

PRENAUPLIO (A_9)

El prenauplio representa una etapa embrionaria que con la secreción de una cutícula se prepara para una vida libre afuera de las capas del huevo (Roesssler, 1982 II). Fuera del exoesqueleto cuticular hay pocos caracteres que indiquen un alistamiento para la vida larvaria. El ojo nauplio queda en estado rudimentario, una capa de pigmentos no está diferenciada y falta la diferenciación de los cristalinos. Los tres pares de extremidades se proyectan hacia atrás y no muestran movimientos, no presentan articulaciones y las cerdas y uñas terminales tienen extremos redondeados y no muestran caracteres funcionales.

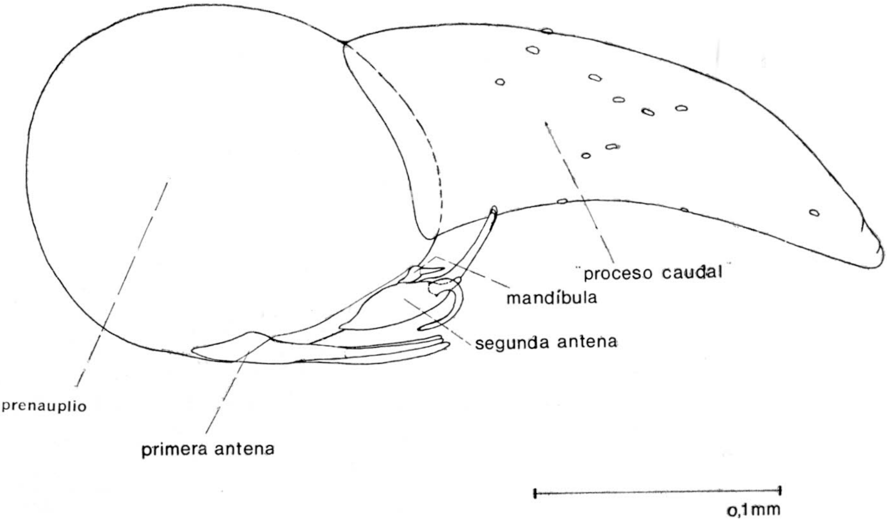

FIGURA 1. Vista lateral del prenauplio (etapa A_9) después de la retirada del material celular del proceso caudal; este último en estado hinchado.

El prenauplio inicia una muda dentro de las capas del huevo, la cual muestra diferentes fases. La primera fase consiste en la retirada del material celular del proceso caudal y de la secreción de una membrana cuticular que tapa la luz del proceso caudal en la conexión con la parte anterior del exoesqueleto prenauplial. La segunda fase incluye la retirada del material celular de la cutícula de la parte anterior del exoesqueleto y la secreción de la cutícula metanauplial. Sigue un período prolongado de procesos de diferenciación del metanauplio. La última fase de la muda comienza con el hinchamiento del exoesqueleto prenauplial incluyendo al proceso caudal, causando la ruptura de la cáscara del huevo y la salida del metanauplio dentro de la cutícula prenauplial intacta. La ruptura de la cutícula hinchada del prenauplio después de la separación de la cáscara del huevo y la salida del metanauplio es el último evento en la primera muda.

Los tres pares de extremidades del prenauplio son: las primeras antenas, las segundas antenas y las mandíbulas (Figs. 1 y 2). Muestran poca diferenciación morfológica, particularmente no se observan articulaciones que permitan movimientos diferentes de las partes de los apéndices. Las extremidades pueden funcionar tan solo como unidades enteras permitiéndose solamente movimientos en la articulación con la pared corporal.

Cabe mencionar la existencia de una uña fuerte de la segunda antena que se proyecta medialmente y hacia adelante (Fig. 1). Desde el punto de vista funcional esta uña posiblemente estaba encargada de proporcionar al prenauplio la capacidad de caminar con el apoyo de las primeras antenas durante una vida larvaria afuera de las capas del huevo. En el metanauplio actual esta capacidad se presta por las segundas antenas y las uñas fuertes de las mandíbulas. Este desplazamiento de funciones con el desarrollo de

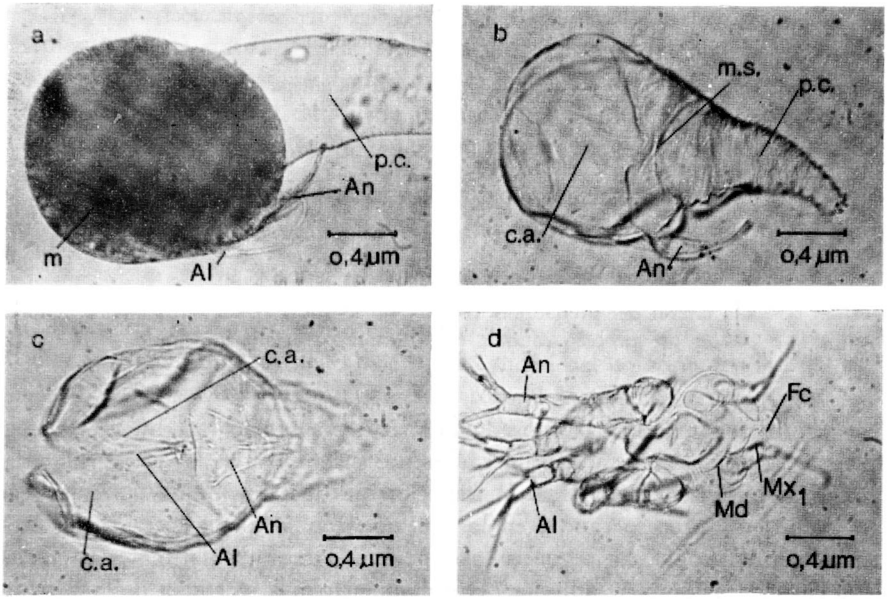

FIGURA 2. a. Vista lateral del metanauplio dentro del exoesqueleto prenauplial después de la eclosión. b. y c. Exoesqueleto prenauplial después de la expulsión del metanauplio; vista lateral (b) y vista ventral (c). d. Vista ventral de la exuvia del metanauplio.

nuevos apéndices en las sucesivas etapas larvarias se puede observar hasta la formación del primer toracópodo en la etapa larvaria A_3 (comp. también Hartmann, 1968).

El caparazón bivalvo, tan típico para el metanauplio y las siguientes etapas ontogenéticas queda rudimentario en el prenauplio. Se observa ventrolateralmente una línea de mayor espesor en la cutícula del exoesqueleto, que forma en la parte anterior una bolsa epidermal en la cual se originan las primeras antenas. El borde ventral del caparazón está tan sólo indicado por una línea ventrolateral, no existe un pliegue doble fuera de la bolsa anteriormente mencionada y no están cubiertas las extremidades con excepción de las primeras antenas (Figs. 1, 2a, 2b, 2c).

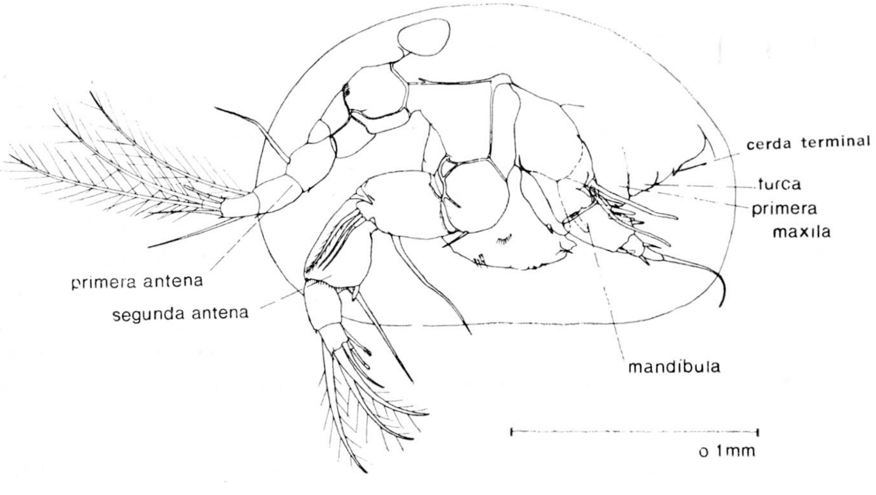

FIGURA 3. Vista lateral del metanauplio (etapa A_8).

METANAUPLIO (A_8)

El metanauplio representa la primera etapa larvaria y se destaca por poseer un caparazón bivalvo, tres extremidades funcionales y una extremidad rudimentaria (Fig. 3). Cuenta con un depósito de vitelo que permite un autoabastecimiento y una vida independiente de una alimentación adicional. Es apto para la natación libre gracias a la presencia de sustancias grasosas en forma de vesículas de aceite que aparentemente disminuyen su peso específico y de cerdas natatorias de las primeras y segundas antenas. Esta especie permanece en esta etapa a 20° C aproximadamente 15 horas a partir de la última fase de la muda prenauplial hasta la muda que inicia la segunda etapa larvaria.

Primera Antena (Anténula).

Se presentan cinco podómeros de los cuales los primeros dos representan el protopodito de acuerdo con la descripción del adulto (comp. Roessler, 1982 I). El segundo podómero muestra un órgano sensorial en su parte ventrolateral. No se observan estructuras que permitan la identificación de un exopodito. El endopodito cuenta con tres podómeros de los cuales el primero porta una cerda sobre el borde dorsal (Fig. 3). El segundo podómero del endopodito muestra una cerda natatoria larga y otra más corta que se proyecta ventromedialmente hacia adelante. El último podómero posee ya en esta etapa el equipo completo del adulto que consiste en dos cerdas natatorias (en esta etapa de igual longitud), una cerda sensorial con un ensanchamiento terminal y una cerda peluda que alcanza dos veces la longitud del podómero.

Segunda Antena (Antena).

Se presenta como en el adulto una secuencia de cinco podómeros. El segundo podómero porta una cerda larga en la parte distal y ventral que se proyecta hacia atrás y abajo. El exopodito se origina con tres cerdas en la parte distal y lateral. El primer podómero carece de cerdas natatorias, pero sí cuenta ya con un "órgano sensorial" y una cerda larga sensorial (Fig. 3). Cabe destacar que ambas estructuras se originan muy vecinas en la parte distal y ventral de este podómero y que la distancia entre el "órgano sensorial" y la cerda sensorial se aumenta paulatinamente con las respectivas mudas hasta alcanzar la distancia definitiva en el adulto. Aparentemente la zona principal del crecimiento en el podómero se encuentra entre las dos estructuras sensoriales.

El segundo podómero porta dos cerdas en su borde distal, de las cuales la cerda ventral es una cerda sensorial. La otra cerda alcanza con su punta distal exactamente las dos cerdas terminales del último podómero. Estas tres cerdas se caracterizan por poseer dos filas de pelos largos que permiten al metanauplio nadar con la ayuda de las cerdas natatorias de las primeras antenas sin cerdas natatorias adicionales de las segundas antenas.

El tercer podómero porta además de las cerdas fuertes ya mencionadas, dos cerdas más pequeñas en la parte ventral y distal (Fig. 3). La cerda ventral en esta etapa larvaria es una cerda sensorial simple que en la próxima muda se convierte en una cerda doble sobre una base común.

Mandíbula.

Consiste en esta etapa de tres podómeros de los cuales el primero representa el protopodito. Este protopodito se subdivide en la muda siguiente en

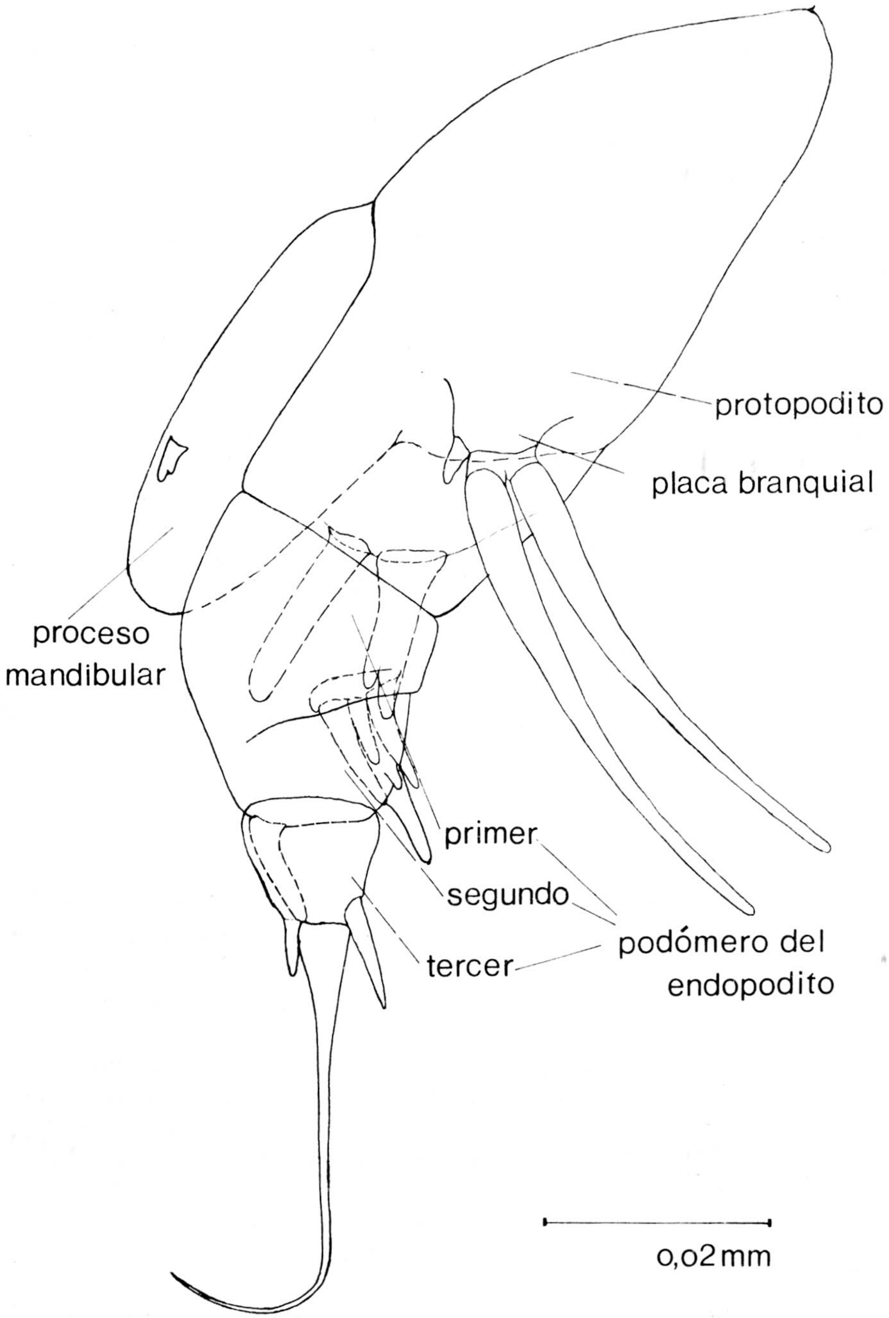
protopodito
placa branquial
proceso
mandibular
primer
segundo
tercer
podómero del
endopodito
0,02 mm

FIGURA 4. Vista lateral de la mandíbula izquierda del metanauplio.

dos podómeros cuyos límites se pueden apreciar en el metanauplio por refuerzos quitinosos sobre la superficie interna (Fig. 4). El coxopodito se destaca por un endito fuerte, que se proyecta desde el borde anterior ventral y medialmente hacia la boca. Posee en el borde anterior el rudimento de una cerda. La parte distal del protopodito representa la base que da origen a dos cerdas fuertes sobre el borde interno. Sobre la superficie externa del protopodito se origina una placa branquial bien desarrollada con dos cerdas largas y una cerda pequeña. El próximo podómero pertenece al endopodito según la homologación de Hartmann (1966, comp. Roessler, 1982 I). La distribución de los refuerzos quitinosos y de las cerdas muestra su composición de dos unidades que en la muda siguiente dejan aparecer los primeros dos podómeros del endopodito (Figs. 3, 4 y 2d). La primera unidad porta un conjunto de tres cerdas en su parte distal sobre la superficie interna. Estas cerdas representan los rudimentos de las tres cerdas grandes con cerdas secundarias fuertes del primer podómero a partir de la muda siguiente. La segunda unidad porta distalmente en la parte posterior dos cerdas de diferente tamaño homologables con dos cerdas en el lugar correspondiente del segundo podómero después de la siguiente muda. De igual forma se homologa una cerda gruesa en la parte distal y anterior con la cerda peluda del segundo podómero a partir de la siguiente muda.

El último podómero del endopodito porta distalmente tres cerdas, de las cuales la media es de considerable tamaño, con la punta incurvada y dirigida hacia adelante. Esta uña permite al metanauplio caminar en coordinación con la actividad de las segundas antenas.

Primera maxila.

Las primeras maxilas pueden apreciarse como rudimentos detrás de las mandíbulas (Fig. 2d). Representan estructuras lobulares que salen en forma ancha de la parte ventrolateral de la pared corporal. Un proceso delgado que se proyecta medialmente, posiblemente es homologable con un endito.

Cabe mencionar la presencia de las furcas inmediatamente detrás de los rudimentos de las primeras maxilas. Otro rudimento puede apreciarse como estructura impar ventralmente en la parte posterior del tronco (Fig. 2d). Kesling (1951) habla de una cerda terminal en *Cypridopsis vidua* en el caso de una estructura parecida.

ETAPAS LARVARIAS SEGUNDA A OCTAVA (A_7 - A_1)

Como he anotado en la introducción, existen algunos estudios sobre el desarrollo postembrionario de los Cyprididae. Como los más importantes menciono: Claus (1872), Mueller (1894), Schreiber (1922), Scheerer-Ostermeyer (1940), Kesling (1951), Weygoldt (1960) y Fox (1964). Por lo tanto parece conveniente dar una presentación breve de las siguientes etapas larvarias en términos generales y con énfasis en la secuencia de la aparición y el desarrollo de las extremidades.

La primera etapa larvaria, el metanauplio (A_8), representa una etapa larvaria, a la cual filogenéticamente corresponden cuatro pares de extremidades en el curso de una anamería regular hipotética (Roessler, 1982 II). La supresión de la primera maxila en el metanauplio indica la tendencia hacia un desarrollo de anamería irregular cuyas características se pueden observar también en las siguientes etapas.

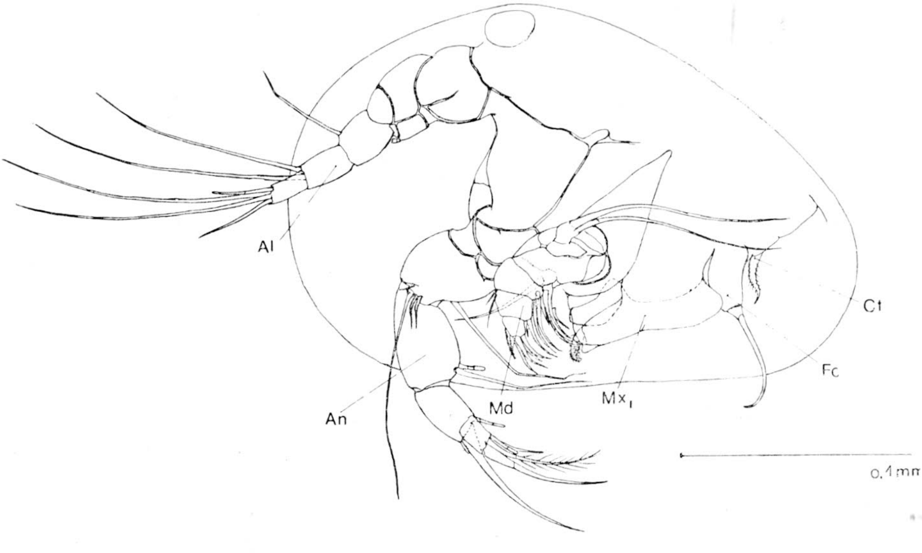

FIGURA 5. Vista lateral de la etapa larvaria A_7.

SEGUNDA ETAPA LARVARIA (A_7)

La segunda etapa larvaria presenta cuatro pares de extremidades, las cuales son: las primeras antenas, las segundas antenas, las mandíbulas y las primeras maxilas (Fig. 5). Las furcas se diferenciaron y cuentan con una uña terminal fuerte. Adicionalmente se observa una cerda terminal bien desarrollada. Mientras las primeras y segundas antenas no presentan grandes diferencias en comparación con la etapa anterior hay que anotar la desaparición de las uñas terminales grandes de las mandíbulas. Estas uñas, incurvadas hacia adelante juegan papel importante en el desplazamiento del metanauplio, función que en la segunda etapa larvaria desempeñan las uñas terminales de las furcas. Las primeras maxilas, en esta etapa todavía rudimentarias, consisten en una placa ovaloide orientada horizontalmente en cuyo extremo anterior externo se observa una prolongación peluda, incurvada medioventralmente, probablemente el palpo maxilar. Adicionalmente se observa el rudimento de un endito proyectándose medialmente. Rudimentos de las segundas maxilas no pueden apreciarse con toda claridad.

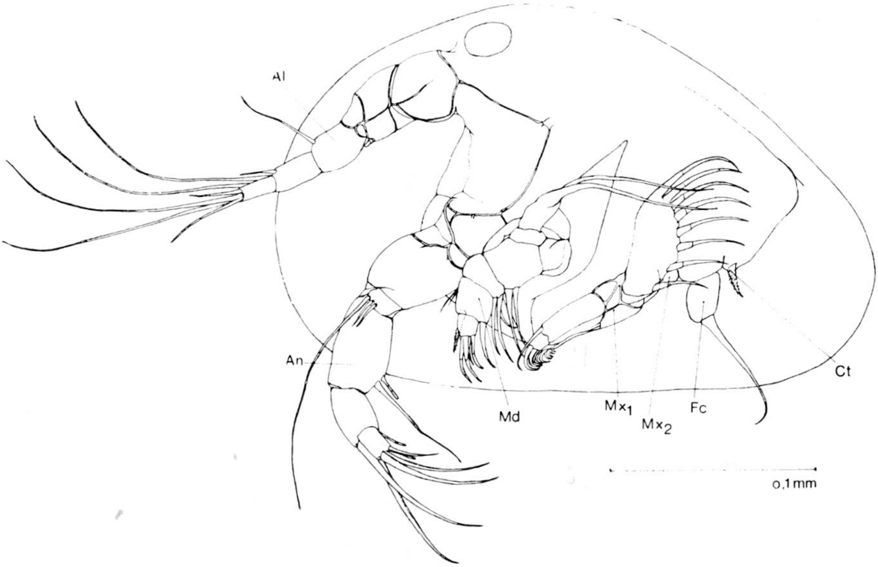

FIGURA 6. Vista lateral de la etapa larvaria A_6.

TERCERA ETAPA LARVARIA (A_6)

La tercera etapa larvaria presenta cuatro pares de extremidades bien desarrollados, los rudimentos de las segundas maxilas, las furcas y la cerda terminal (Fig. 6). La diferenciación de una uña adicional del penúltimo podómero de las segundas antenas y la aparición de una placa branquial de las primeras maxilas son los rasgos más destacados de esta etapa. Las uñas terminales de las furcas todavía interfieren en el desplazamiento.

CUARTA ETAPA LARVARIA (A_5)

Presenta la cuarta etapa larvaria como la anterior, cuatro pares de extremidades funcionalmente diferenciados (Fig. 7). Las segundas maxilas muestran un progreso en su diferenciación, pero quedan todavía rudimentarias. Aparecen

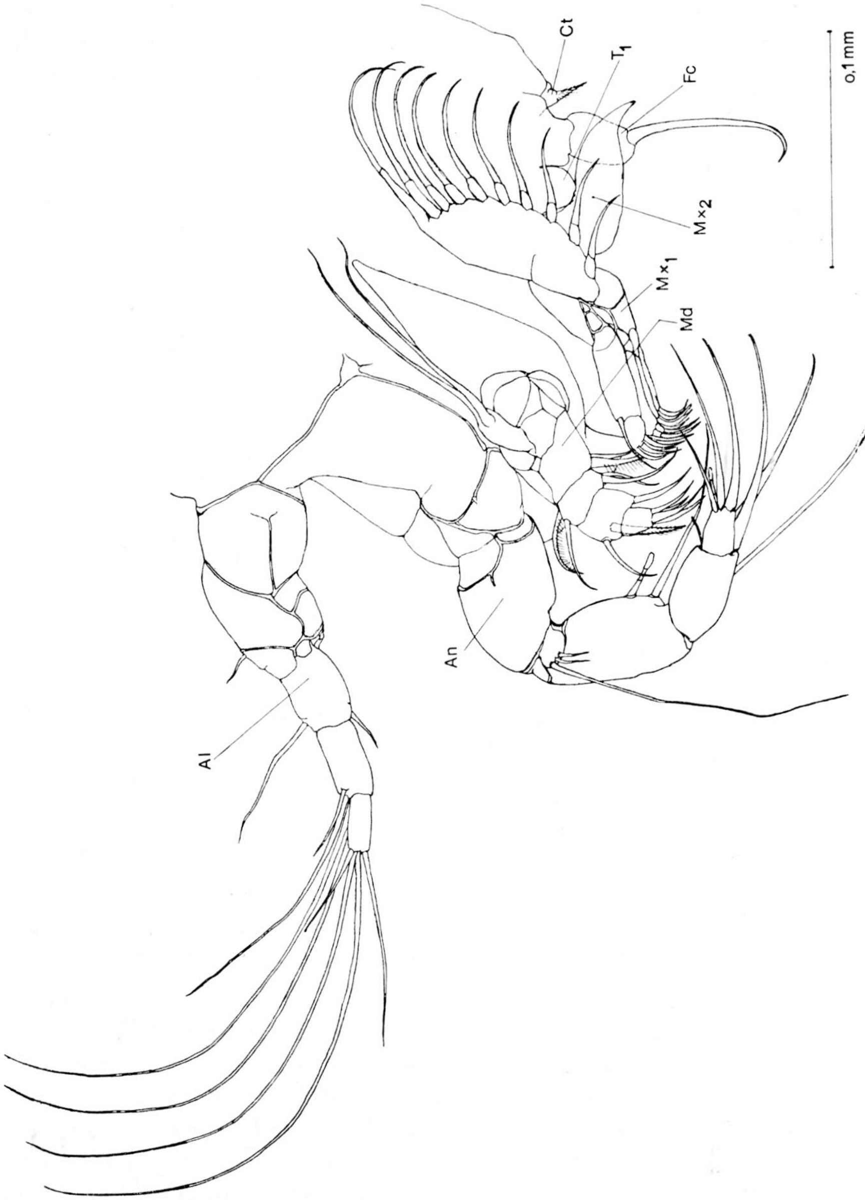
Ct
T_1
Fc
Mx_2
Mx_1
Md
An
Al
0,1 mm

FIGURA 7. Vista lateral de la etapa larvaria A_5.

los rudimentos de los primeros apéndices torácicos. Las uñas terminales de las furcas interfieren en el desplazamiento. La cerda terminal todavía existe. El primer podómero del endopodito de las segundas antenas presenta sobre el borde distal la primera cerda natatoria y la placa branquial de las primeras maxilas cuenta con diez cerdas.

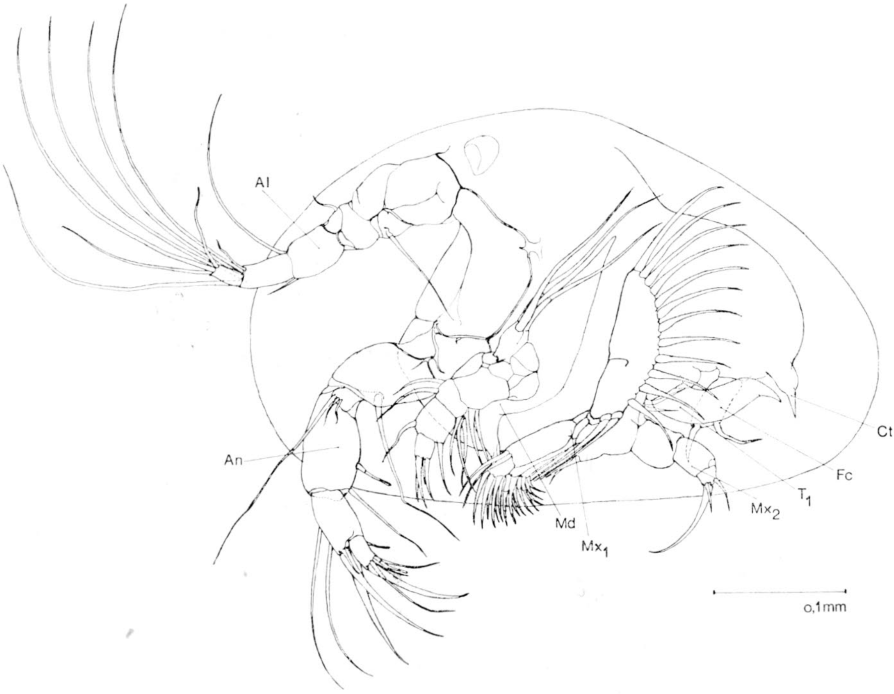

FIGURA 8. Vista lateral de la etapa larvaria A_4.

QUINTA ETAPA LARVARIA (A_4)

La quinta etapa larvaria cuenta con cinco pares de extremidades bien diferenciados: las primeras antenas, las segundas antenas, las mandíbulas, las primeras maxilas y las segundas maxilas (Fig. 8). Las primeras extremidades torácicas adelantaron en su diferenciación, pero todavía quedan rudimentarias. Aparecen adicionalmente los rudimentos de los segundos apéndices torácicos. Las furcas perdieron la uña terminal con su extremo incurvado hacia adelante que fue reemplazado por una uña más corta y adicionalmente aparece una segunda uña terminal. Todavía existe la cerda terminal impar.

Las primeras antenas cuentan con un podómero adicional entre el podómero basal y aquel podómero que porta el "órgano sensorial". El podómero nuevo porta una cerda sensorial larga que se proyecta ventral y caudalmente.

El primer podómero del endopodito de las segundas antenas muestra dos cerdas natatorias. La placa branquial de las mandíbulas presenta tres cerdas largas y la placa branquial de las primeras maxilas muestra catorce cerdas largas, de las cuales doce se proyectan hacia atrás mientras dos se dirigen hacia adelante. Las segundas maxilas se presentan con un protopodito y tres podómeros bien diferenciados. Se observa una placa branquial que porta dos cerdas. Una uña terminal fuerte incurvada hacia adelante juega papel importante en el desplazamiento. La función locomotora que desempeñan las furcas en la segunda, tercera y cuarta etapas larvarias está cumplida en la quinta etapa por las segundas maxilas liberando a las furcas para una diferenciación distinta. Cabe mencionar que la estructura de las segundas maxilas con sus refuerzos quitinosos y articulaciones como su equipo de cerdas y uñas es fácilmente homologable con la estructura de las siguientes extremidades torácicas en determinada etapa de su diferenciación estructural.

SEXTA ETAPA LARVARIA (A_3)

La sexta etapa larvaria presenta seis pares de extremidades funcionalmente bien diferenciados: las primeras y segundas antenas, las mandíbulas, las primeras y segundas maxilas y las primeras extremidades torácicas (Fig. 9). Más diferenciados pero todavía rudimentarios se presentan los segundos apéndices torácicos. Las furcas presentan tres uñas cada una. La cerda terminal queda muy rudimentaria. Las primeras antenas presentan un podómero adicional aumentándose su número total a siete. El segundo podómero presenta dos cerdas sensoriales. Las segundas antenas presentan tres cerdas natatorias. La placa branquial de las mandíbulas cuenta con cuatro cerdas largas. Las primeras maxilas presentan una placa branquial que muestra diecisiete cerdas, de las cuales catorce se proyectan hacia atrás mientras tres se dirigen hacia adelante. Las primeras maxilas muestran un endopodito más diferenciado que cuenta con más cerdas que en la etapa anterior y se observa un exopodito menos diferenciado especialmente por la fusión de sus tres podómeros. Las placas branquiales portan tres cerdas cada una. Los primeros toracópodos presentan un protopodito bien desarrollado. Su esqueleto potente de refuerzos quitinosos se articula con un exopodito que consiste de tres podómeros y que porta una uña terminal fuerte incurvada hacia adelante. Juega esta extremidad a partir de esta etapa un papel importante en el desplazamiento. Esta misma función perdió la segunda maxila facilitándose su diferenciación hacia una extremidad auxiliar en el trituramiento de los alimentos.

SÉPTIMA ETAPA LARVARIA (A_2)

Cuenta con siete pares de extremidades bien desarrollados: las primeras y segundas antenas, las mandíbulas, las primeras y segundas maxilas y los

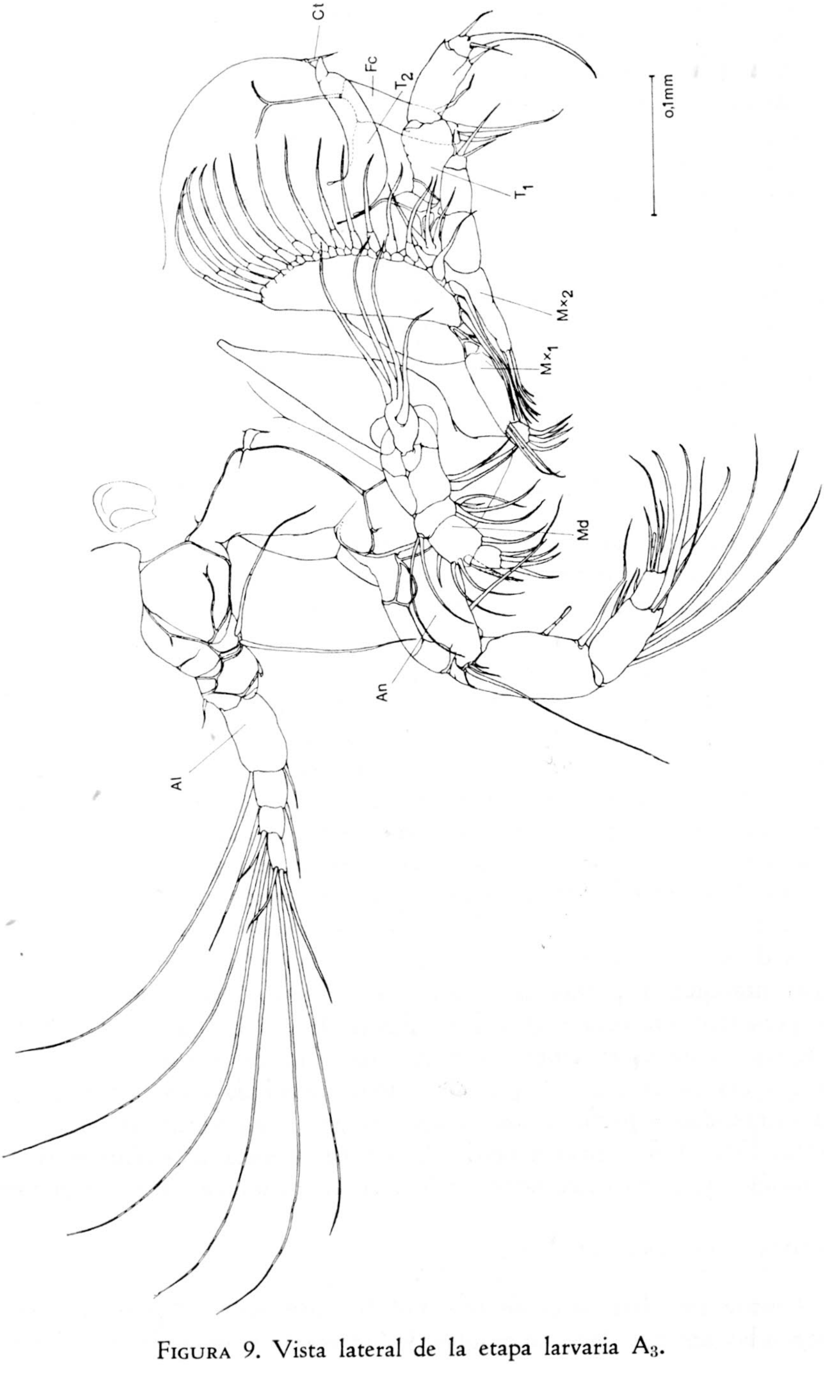
Ct
Fc
T2
T1
Mx2
Mx1
Md
An
Al
0,1mm

FIGURA 9. Vista lateral de la etapa larvaria A_3.

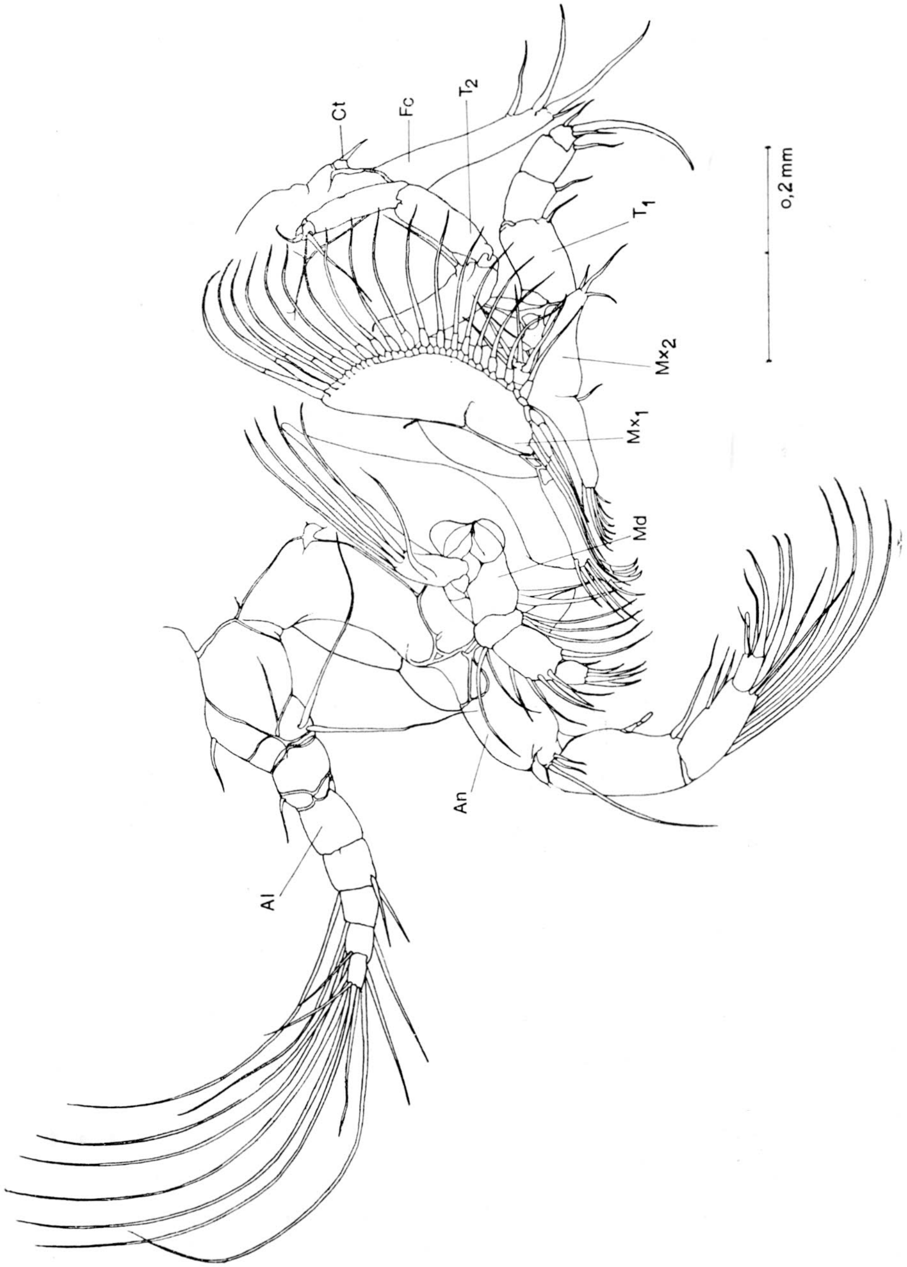
Ct
Fc
T_2
T_1
Mx_2
Mx_1
Md
An
Al
0,2 mm

FIGURA 10. Vista lateral de la etapa larvaria A_2.

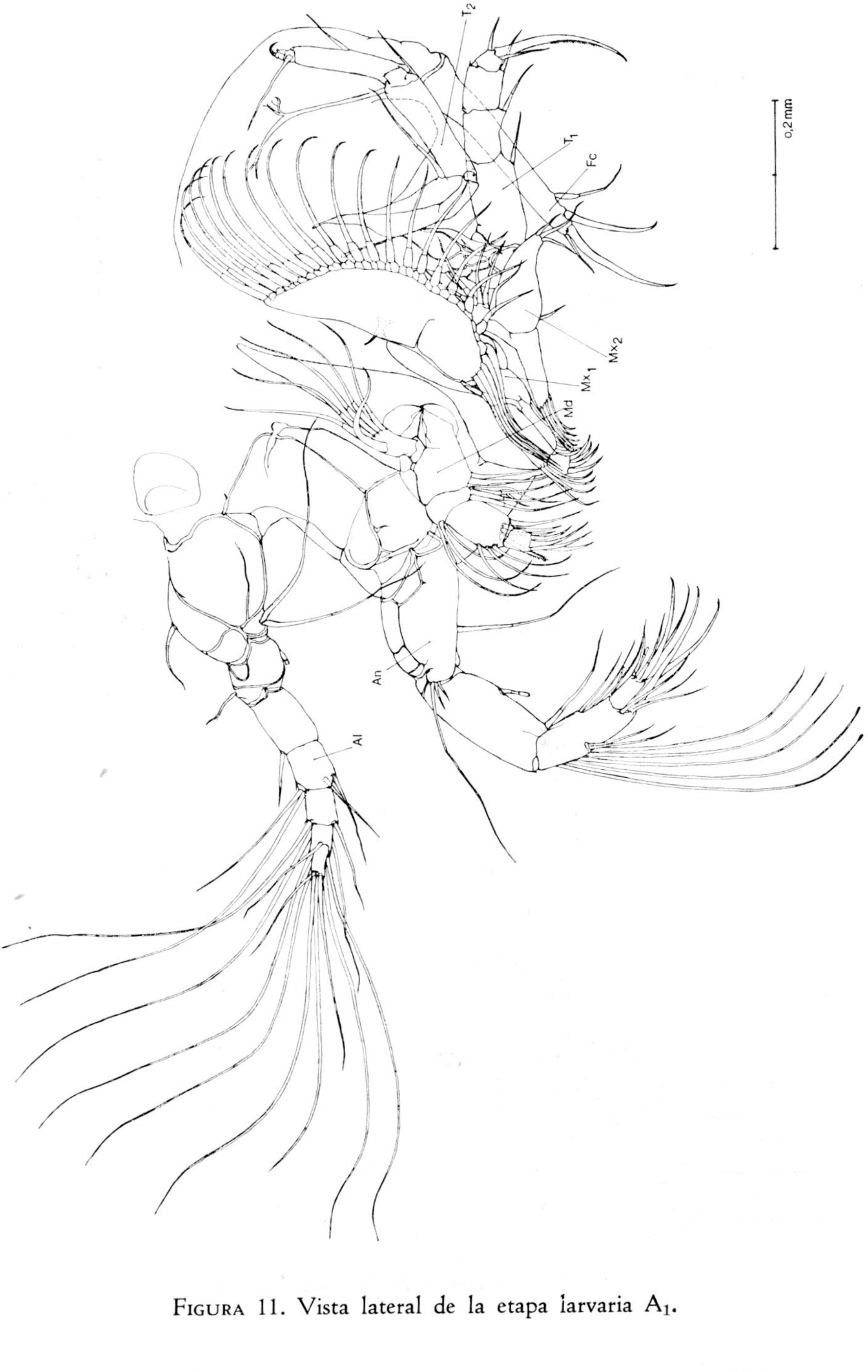
T2
T1
Fc
Mx2
Mx1
Md
An
Al
0,2 mm

FIGURA 11. Vista lateral de la etapa larvaria A_1.

primeros y segundos apéndices torácicos (Fig. 10). Las furcas muestran cuatro uñas terminales y se observa una cerda terminal impar muy reducida. Las primeras antenas presentan ocho podómeros, el número definitivo del adulto. Las segundas antenas aumentaron el número de cerdas natatorias a cuatro. Las mandíbulas cuentan con una placa branquial con cinco cerdas largas. La placa branquial de las primeras maxilas, porta veintidós cerdas largas, de las cuales dieciocho se dirigen hacia atrás mientras un conjunto de cuatro cerdas se proyecta hacia adelante. Las segundas maxilas muestran el fusionamiento completo de todos los podómeros y su placa branquial muestra un total de cuatro cerdas largas. El primer toracópodo presenta un protopodito que articula con un exopodito que cuenta con cuatro podómeros y una uña terminal fuerte. El segundo toracópodo cuenta con un protopodito poco estructurado y un exopodito de tres podómeros que se dirige dorsalmente y se encarga de funciones de limpieza. Los rudimentos de los genitales externos pueden apreciarse.

OCTAVA ETAPA LARVARIA (A_1)

La octava etapa larvaria cuenta como la anterior, con siete pares de extremidades bien desarrollados, cuyos rasgos morfológicos difieren poco de la situación en los adultos (Fig. 11). La primera antena cuenta con ocho podómeros que portan nueve cerdas natatorias largas. La segunda antena muestra cinco cerdas natatorias, la división del segundo podómero del endopodito está indicada por la presencia de diferentes cerdas en la mitad de la unidad. La mandíbula muestra una placa branquial que porta seis cerdas largas. La primera maxila cuenta con una placa branquial que porta veintitrés cerdas largas, de las cuales cinco se proyectan hacia adelante y dieciocho se dirigen hacia atrás. La placa branquial de las segundas maxilas porta cinco cerdas largas. Los rudimentos de los genitales externos son fácilmente apreciables.

DESARROLLO DE LAS VALVAS

El curso del desarrollo de las valvas puede osbervarse en la serie de microfotografías de la figura 12; su crecimiento en el curso del desarrollo larvario está presentado en la gráfica (Fig. 13).

DISCUSION

En el curso del desarrollo ontogenético de *Heterocypris bogotensis* Roessler existen nueve etapas que presentan muda. La primera etapa (A_9 = prenauplio) es una etapa embrionaria que comienza con la muda dentro de las capas del huevo, mientras la rotura de la cutícula del prenauplio y la salida del metanauplio se lleva a cabo como fase final de la muda afuera de la cáscara

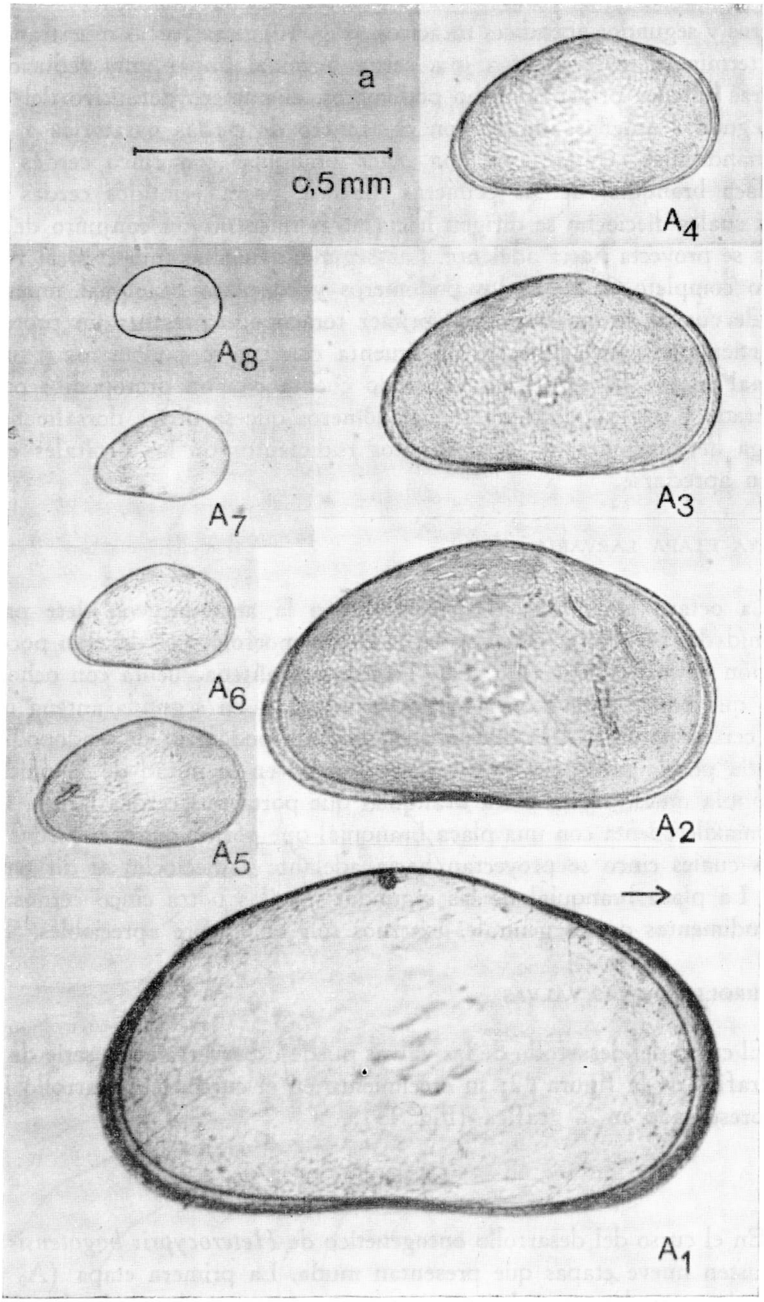
a
0,5 mm
A4
A8
A3
A7
A6
A2
A5
→
A1

FIGURA 12. Desarrollo de las valvas de las etapas larvarias A_8 hasta A_1. Valvas derechas. La flecha indica el extremo anterior.

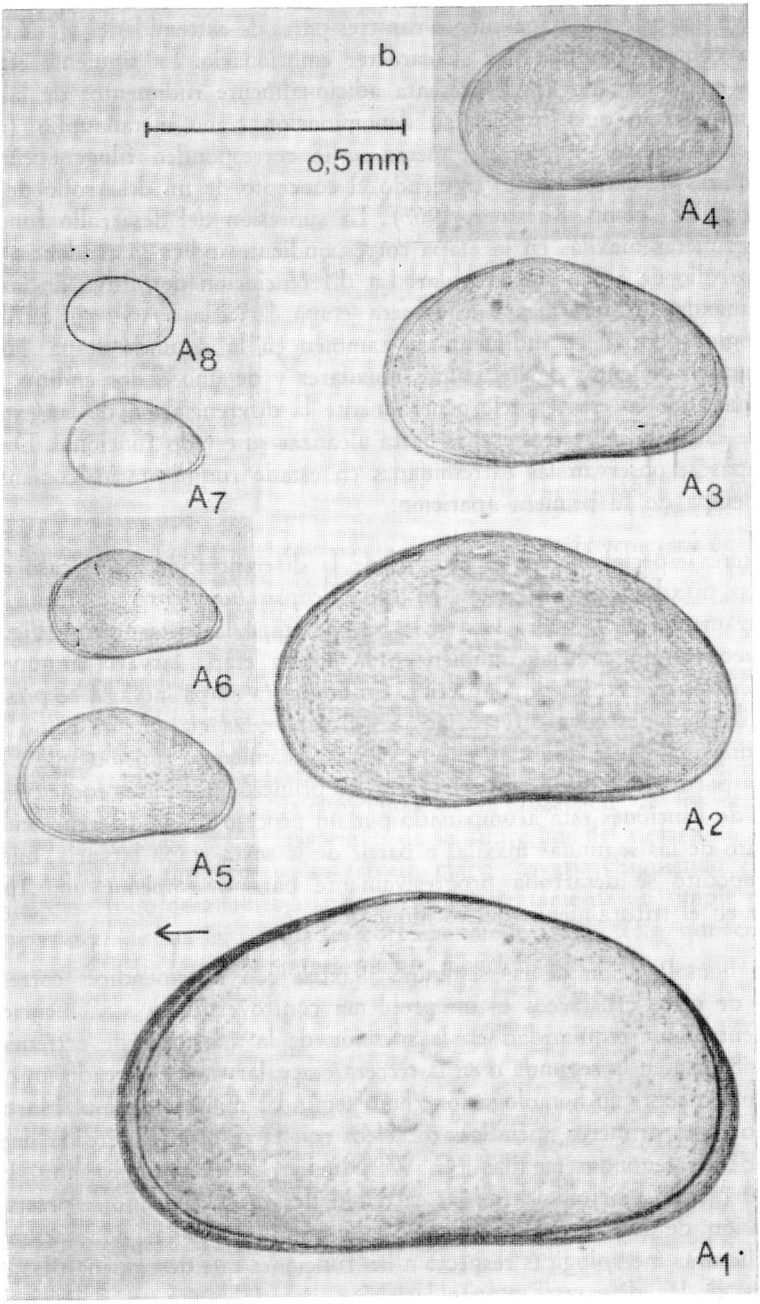
b
0,5 mm
A4
A8
A3
A7
A6
A2
A5
A1

Figura 12-A. Desarrollo de las valvas de las etapas larvarias A_8 hasta A_1. Valvas izquierdas. La flecha indica el extremo anterior.

del huevo. La primera etapa cuenta con tres pares de extremidades y fue caracterizada como prenauplio por su carácter embrionario. La siguiente etapa o primera etapa larvaria (A_8) presenta adicionalmente rudimentos de las primeras maxilas lo que justifica su denominación como metanauplio (comp. Korschelt y Heider, 1933). Al metanauplio corresponden filogenéticamente cuatro pares de extremidades siguiendo el concepto de un desarrollo de anamería regular (comp. Kaestner, 1967). La supresión del desarrollo funcional de las primeras maxilas en la etapa correspondiente indica la tendencia hacia un desarrollo de anamería irregular. La diferenciación definitiva de las primeras maxilas demora hasta la tercera etapa larvaria (A_6), su estructura morfológica permanece rudimentaria también en la segunda etapa larvaria mostrando rudimentos de los palpos maxilares y de uno o dos enditos. Cabe mencionar, que en esta especie generalmente la diferenciación de las extremidades se extiende sobre tres etapas hasta alcanzar su estado funcional. Durante dos etapas se observan las extremidades en estado rudimentario, comenzando con la etapa de su primera aparición.

Interés especial merece el proceso de la diferenciación en el caso de las segundas maxilas cuya aparición en *Heterocypris bogotensis* se puede apreciar claramente por primera vez en la tercera etapa larvaria (comp. Fig. 14). Permanecen rudimentarias también en la cuarta etapa larvaria aunque más diferenciadas que en la etapa anterior. En la quinta etapa larvaria se presentan como extremidades cuya diferenciación les caracteriza claramente como apéndices funcionalmente adaptados para el desplazamiento, función que desempeñan a partir de la sexta etapa larvaria los primeros apéndices torácicos. Este cambio de funciones está acompañado por un proceso de desdiferenciación del exopodito de las segundas maxilas a partir de la sexta etapa larvaria, mientras el endopodito se desarrolla progresivamente para desempeñar una función auxiliar en el trituramiento de los alimentos.

La homologación de las segundas maxilas con los apéndices correspondientes de otros crustáceos es un problema controvertido y será mencionado brevemente. La irregularidad en la sucesión de la aparición de extremidades que se observa en la segunda o en la tercera etapa larvaria ha creado un campo de discusión sobre su homologación como segundas maxilas (comp. Hartmann 1966) o como primeros apéndices torácicos con la respectiva pérdida del segmento de las segundas maxilas (G. W. Mueller, 1894 según Kesling, 1951). La comparación morfológica de las extremidades en cuestión no se presta para la solución de este problema. Demasiado grandes son las adaptaciones de las estructuras morfológicas respecto a las funciones que desempeñan las extremidades en las diferentes etapas larvarias, especialmente en el caso de las segundas maxilas. Según Weygoldt (1960) y Hartmann (1966) ciertos caracteres ontogenéticos como la formación de un "órgano segmental" y la iner-

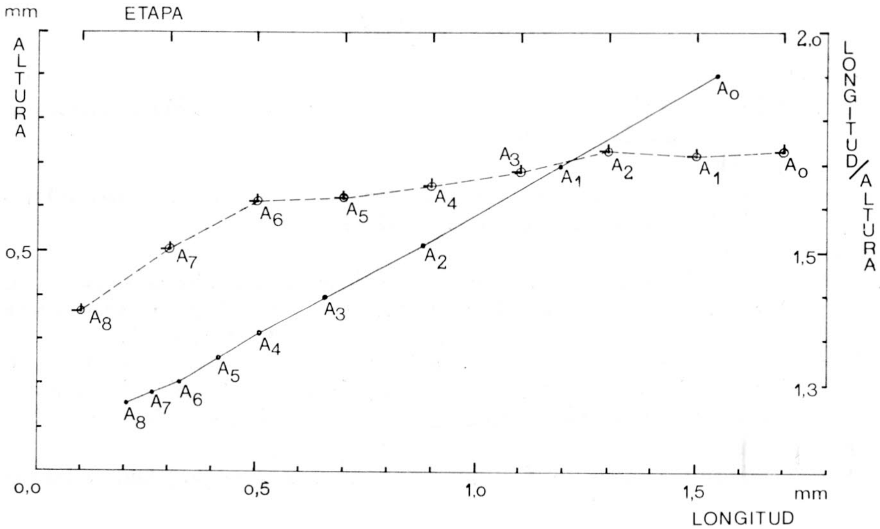

FIGURA 13. La gráfica muestra el crecimiento de las valvas de *Heterocypris bogotensis*. I. Tamaños promedios de las etapas larvarias A_8 (metanauplio) hasta A_0 (adulto). Muestra tomada de una población de la Sabana de Bogotá. II. Cambio de la relación Longitud/Altura de las valvas durante el desarrollo (etapas A_8 hasta A_0).

vación de las extremidades en cuestión indican la homología con las segundas maxilas de otros crustáceos. Morfológicamente es de difícil observación la presencia o ausencia de rudimentos muy pequeños de estas extremidades ya en la segunda etapa larvaria (A_7, comp. Fig. 14). De este modo queda dudoso que se trate en realidad de la supresión de la aparición de las segundas maxilas en la segunda etapa larvaria o de la supresión del desarrollo de los primeros apéndices torácicos en la tercera etapa larvaria. Siguiendo el concepto del desarrollo de anamería irregular puede tratarse de un simple retraso en la aparición de las extremidades correspondientes, hipótesis, que coincide con los hechos ontogenéticos anteriormente mencionados.

Etapa	*Extremidades*									
A_9	Al	An	Md	—	—	—	—	—	—	—
A_8	Al	An	Md	(Mx_1)	.....	.....	.....	.....	(Fc)	(Ct)
A_7	Al	An	Md	(Mx_1)	(?)	.....	.....	.....	Fc	Ct
A_6	Al	An	Md	Mx_1	(Mx_2)	.....	.....	.....	Fc	Ct
A_5	Al	An	Md	Mx_1	(Mx_2)	(T_1)	.....	.....	Fc	Ct
A_4	Al	An	Md	Mx_1	Mx_2	(T_1)	(T_2)	.....	Fc	Ct
A_3	Al	An	Md	Mx_1	Mx_2	T_1	(T_2)	.....	Fc	Ct
A_2	Al	An	Md	Mx_1	Mx_2	T_1	T_2	(Gn)	Fc	(Ct)
A_1	Al	An	Md	Mx_1	Mx_2	T_1	T_2	(Gn)	Fc	—
A_0	Al	An	Md	Mx_1	Mx_2	T_1	T_2	Gn	Fc	—

FIGURA 14. La tabla muestra la secuencia de la aparición de las extremidades (etapas A_9 hasta A_0).

OBRAS CITADAS

CLAUS, C.

1872 Beitraege zur Kenntnis der Ostrakoden. I. Entwicklungsgeschichte von Cypris. Schr. Ges. ges. Naturw., **9:** 151-166.

FOX, Munro H.

1964 On the Larval Stages of Cyprids and on *Siphlocandona* (Crustacea, Ostracoda). Proc. Zool. Soc. (London), **142:** 165-176.

HARTMANN, Gert

1966 In Dr. H. G. Bronns, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 5, I. Abt., 2, Buch, IV. Teil, 1. Lieferung, Ostracoda, Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft. Geest & Portig K.-G. pp. 1-216, figs. 1-121.

1968 In Dr. H. G. Bronns, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 5, I. Abt., 2. Buch, IV. Teil, 3. Lieferung, Ostracoda, Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft. Geest & Portig K.-G. pp. 409-568, figs. 261-373.

KAESTNER, Alfred

1967 Lehrbuch der speziellen Zoologie. Bd. 1, II. Teil, Stuttgart, Gustav Fischer Verlag. pp. 970-981.

KESLING, Robert V.

1951 The Morphology of Ostracod Molt Stages. Illinois Biol. Monogr., 21, Nr. 1: 1-126.

KORSCHELT, E. und K. HEIDER

1933 Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. G. Fischer, 2. Aufl., Jena. pp. 571-634.

MUELLER, G. W.

1894 Die Ostrakoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Nr. 21.

ROESSLER, Ewald W.

1982 Estudios taxonómicos, ontogenéticos, ecológicos y etológicos sobre los ostrácodos de agua dulce en Colombia. I. Estudio morfológico de una nueva especie colombiana del género *Heterocypris* Claus 1892 (Ostracoda, Podocopa, Cyprididae). Caldasia, **13** (63): 429-452.

1982 II. Contribución al conocimiento del desarrollo embrionario tardío y de los procesos de la eclosión del huevo de *Heterocypris bogotensis* Roessler (Ostracoda, Podocopa, Cyprididae). Caldasia, **13** (63): 453-466.

1982 III. El prenauplio y su papel en la eclosión del huevo en el género *Chlamydotheca* Saussure 1858 (Ostracoda, Podocopa, Cyprididae). Caldasia, **13** (64): 635-646.

SCHEERER-OSTERMEYER, E.

1940 Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Suesswasserostrakoden. Zool. Jahrb. Anat., **66:** 349-370.

SCHREIBER, Erna

1922 Beitraege zur Kenntnis der Morphologie, Entwicklung und Lebensweise der Suesswasserostrakoden. Zool. Jahrb., **43:** 485-538.

WEYGOLDT, Peter

1960 Embryologische Untersuchungen an Ostrakoden: Die Entwicklung von Cyprideis litoralis (G. S. Brady), (Ostracoda, Podocopa, Cytheridae). Zool. Jahrb. Anat., **78:** 369-426.